PRODUCTION DE LITIÈRE ET APPORT AU SOL D'ÉLÉMENTS MINÉRAUX DANS DEUX ÉCOSYSTÈMES MÉDITERRANÉENS : LA FORÊT DE *QUERCUS ILEX* L. ET LA GARRIGUE DE *QUERCUS COCCIFERA* L. (*)

Maurice RAPP (**)

Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques. Section d'Eco-Pédologie
R.C.P. 40 du C.N.R.S. et P.B.I.

RÉSUMÉ

La production de litière de deux espèces à feuilles persistantes, le chêne vert (*Quercus ilex* L.) et le chêne kermès (*Quercus coccifera* L.) a été déterminée pendant quatre ans. Dans les bois de chêne vert, elle est caractérisée par une chute principale en mai, et des retombées plus faibles s'échelonnant sur toute l'année. Sur ce rythme annuel se superpose un cycle bisannuel dans la production des feuilles : une année sur deux le chêne vert produit davantage de feuilles, donc de litière. Ce phénomène ne se retrouve pas dans les garrigues de chêne kermès, où l'on ne constate qu'un rythme mensuel identique à celui du chêne vert. Quantitativement, la production varie de 4 à 7 t/ha/an dans les deux stations de chêne vert. Elle se situe aux alentours de 2,4 t/ha/an dans les garrigues. Les feuilles constituent l'essentiel de la litière (50 à 60 % de l'ensemble), le bois (branches et brindilles), les inflorescences et les fruits se partagent le reste.

Par leur intermédiaire, le sol bénéficie d'un apport de 120 à 270 kg/ha/an d'éléments majeurs et d'oligo-éléments (Fe, Mn, Zn, Cu) sous forêt, contre 65 à 85 kg/ha/an des mêmes éléments sous garrigue. Le calcium occupe la première place parmi ces éléments, suivi dans l'ordre par l'azote, le potassium, le magnésium, le phosphore et les divers oligo-éléments.

SUMMARY

The litter production of two woods of *Quercus ilex* L. and two garrigues of *Quercus coccifera* L. has been determined during 4 years. In the evergreen *Quercus ilex* woodlands, the greatest part of the litter fell during the early summer month, especially may. A particularity of this species is a variation of the leaf production all two years : one year of two, the leaf production is more important than the other. In the *Quercus coccifera* stands, we

(*) Ce travail recouvre une partie d'une thèse d'Etat ès-Sciences Naturelles, enregistrée au C.N.R.S. sous le n° A.O. 2955.

(**) C.E.P.E., B.P. 1018, 34 - Montpellier (France).

ŒCOL. PLANT.
GAUTHIER-VILLARS
IV, p. 377-410, 1969.

found only the monthly variations in the litter fall, but not the annual one. The production of the former varies between 4 and 7 t/ha/year, and that of the latter about 2,4 t/ha/year. The leaves form the major part of the litter (50-60 %), woody material (branches and twigs), flowers and fruits make up the total.

From this litter the soil benefits by addition of 120-170 kg/ha/year of major mineral elements and oligo-elements (Fe, Mn, Zn, Cu) under the forest, compared with 65-85 kg/ha/year of the same elements under the garrigue. Among the mineral elements, calcium is the most important, followed by nitrogen, potassium, magnesium, phosphorus and the oligo-elements in that order.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Streuproduktion wurde in zwei Stein-Eichen-Wäldern (*Quercus ilex* L.) und zwei « garrigues » mit *Quercus coccifera* L. während vier Jahren bestimmt. Im Grün-Eichen-Wald fällt die Streu während des ganzen Jahres aber besonders im Monat Mai. Neben dem jährlichen Zyklus findet man einen zweijährigen. Jedes zweite Jahr werden mehr Blätter und sofern mehr Streu erzeugt. Bei der Kermeseiche findet man nur den Jahreszyklus, mit einem höheren Streufall im Monat Mai. In den Wäldern behägt er jährlich 4 bis 7 Tonnen pro Hektar, in den anderen Beständen 2,4 Tonnen pro Hektar. Die grösste Streumenge besteht aus den Blättern (50-60 %), das Übrigbleibende aus kleinem Holzabfall, Früchten und Blüten.

Diese Streu enthält 120 bis 270 kg/ha/Jahr Mineralstoff in den Waldungen, 65 bis 85 kg/ha/Jahr in dem Kermeseichengebüsch. Ca ist der wichtigste Nährstoff. Ihm folgen in der Reihe nach N, K, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu.

INTRODUCTION

Le cycle biogéochimique de la matière organique et des éléments minéraux représente un aspect majeur des relations qui existent entre le sol, la végétation et l'environnement, et constitue par là un des phénomènes écologiques essentiels dans les biocénoses naturelles, en particulier les peuplements forestiers.

Au rôle primordial de ces cycles dans l'équilibre trophique des écosystèmes, il faut ajouter leur influence sur la pédogénèse et plus généralement sur un grand nombre de processus biologiques et géochimiques. Ainsi VERNADSKIY (1934) a pu dire : « La matière vivante affecte toute la chimie de l'écorce terrestre et conditionne le sens de l'évolution géochimique de la plupart des éléments qui la composent ».

Une de leurs étapes la plus importante est constituée par le retour au sol, par l'intermédiaire des litières, des produits de l'activité métabolique de la couverture végétale, renfermant à la fois des composés organiques et des éléments minéraux biogènes.

De nombreux auteurs ont étudié ces processus de « turnover », et nous avons eu l'occasion, dans des publications antérieures (RAPP et LOSSAINT 1966,

RAPP 1967) de citer les travaux les plus récents ayant trait aux groupements forestiers. On peut y ajouter l'ouvrage de RODIN et BAZILEVICH (1967) « Production and mineral cycling in terrestrial vegetation », qui renferme une grande partie des données qui existent présentement sur les cycles biogéochimiques. Il complète le travail de synthèse antérieur, limité à la production de litière, de BRAY et GORHAM (1964).

Si ces études fournissent des indications sur la plupart des grandes formations végétales on peut néanmoins constater une lacune importante concernant la végétation *sempervirente* de la zone méditerranéenne. Pour tenter de la combler, nous avons entrepris l'étude des cycle biologiques de certains groupements de cette région. Après avoir consigné nos premières observations concernant les bois à *Pinus halepensis Mill.* (RAPP, 1967), nous relatons ici les résultats obtenus dans des bois de chêne vert (*Quercus ilex L.*) et dans la garrigue à chêne kermès (*Quercus coccifera* L.) qui sont deux associations caractéristiques de l'alliance du Quercion ilicis (BRAUN-BLANQUET, 1936).

LES STATIONS

Nous avons étudié deux forêts de chêne vert situées aux alentours de Montpellier, dénommées « la Madeleine » et « le Rouquet ». Ces deux stations ont été décrites en détail par LOSSAINT (1967) aussi bien en ce qui concerne les données climatiques, que les caractéristiques phytosociologiques et pédologiques.

TABLEAU 1

Caractéristiques des bois de chêne vert.
Characteristics of the *Quercus ilex* woodlands.

	Madeleine	Rouquet
Nombre d'arbres à l'hectare	527	1440
Hauteur moyenne m	15	11
Surface terrière moyenne cm^2	797,2	269,5
Age approximatif	n.d.	130-150 ans
Type de sol	Rendzine forestière à calcaire actif	sol brun méditerranéen sur paléosol rouge sans calcaire actif

La station de chêne kermès du « Puech du Mas du Juge » à St.-Gély-du-Fesc quant à elle, a été étudiée par de nombreux chercheurs durant la dernière décénie. Une description phytosociologique et écologique, en a été faite par LONG et al. (1961) et P. POISSONET (1966). La seconde garrigue est située à proximité du village de Grabels, près du bois d'Alep déjà étudié. Elle est identique à la première en ce qui concerne sa composition floristique, mais elle est constituée d'individus plus vigoureux, ce qui entraîne un recouvrement plus important.

TABLEAU 2
Caractéristiques des deux garrigues à chêne kermès.
Characteristics of the two " garrigues " of Quercus coccifera.

	Puech du Juge	Grabels
Nombre de pieds par m^2 (*)	203	171
Hauteur moyenne en m	0,70 – 1,20	0,90 – 1,40
Poids de feuilles tonne/hectare (*)	7,4	4,6
Poids de bois tonne/hectare (*)	20,6	30,0
Age	18 ans	n.d.
Type de sol	sol rouge méditerranéen	sol brun calcaire

* Ces valeurs ont été établies sur trois surfaces de 1 mètre carré chacune.

Nous avons résumé les principales caractéristiques de ces quatres stations sur les tableaux 1 et 2.

MÉTHODES D'ÉTUDE

La retombée de litière a été étudiée pendant une période de quatre ans s'étendant de février 1965 à mai 1969. Cette période représente un minimum pour pouvoir chiffrer à peu près correctement la production de litière, surtout dans les bois de chêne vert où l'on note un rythme bisannuel de la retombée. De plus les deux premières années d'observation ont été perturbées dans l'une des stations (la Madeleine) par suite d'une invasion de chenilles défoliatrices de *Lymantria dispar L.* en 1965.

1. Dispositif de récolte de la litière.

Pour recueillir les retombées, nous avons disposé au hasard, sous les chênes verts, une série de paniers collecteurs de forme carrée, ayant une surface intérieure de 0,25 m^2 et 10 cm de hauteur. Le fond est constitué par un grillage en laiton (mailles de 2 mm) ; le tout est placé sur quatre pieds à 40 cm du sol de manière à éviter toute contamination du matériel entre les prélèvements.

Durant les trois premières années d'observations, chaque peuplement était subdivisé en deux placettes, équipées chacune de huit de ces paniers. La dernière année, nous avons concentré toutes les observations sur un seul placeau, avec 16 paniers à la Madeleine, 20 au Rouquet.

Dans les garrigues à chêne kermès on a utilisé huit dispositifs semblables, mais de 25 cm de côté, correspondant à une surface de captage de 625 cm^2.

Les pièges à litière ont été relevés régulièrement, à la fin de chaque mois. Les litières d'une même placette ont été réunies, triées et subdivisées en quatre fractions :

- les feuilles ;
- le bois, constitué essentiellement de rameaux, de brindilles et de jeunes pousses ;
- les inflorescences, les fruits et parfois du matériel difficile à déterminer, telles les nervures des feuilles, seul reliquat de l'action de *Lymantria dispar* L. ;
- une partie dénommée « divers » enfin, rassemble tous les produits ne provenant pas de l'essence principale.

Après séchage à 75 °C jusqu'à poids constant, les divers échantillons ont été pesés et broyés en vue de leur analyse chimique. Contrairement à de nombreux auteurs, nous n'avons pas séché à 105 °C, pour éviter toute perte de substances organiques et minérales susceptibles de se produire au delà de 80 °C.

Pendant la dernière année à la Madeleine et les deux dernières au Rouquet, nous avons prélevé chaque panier séparément et déterminé le poids total de litière et le poids des feuilles pour étudier la dispersion des résultats et la précision des observations.

2. Validité des mesures.

Le contrôle statistique des résultats obtenus peut se faire d'une part en comparant pendant une période déterminée (une année par exemple) chaque panier collecteur à ses voisins et en établissant les cœfficients de corrélation, d'autre part en calculant pour chaque mois le poids moyen récolté par le dispositif, l'erreur standard et le cœfficient de variation entre les paniers.

Par la première méthode, on constate qu'à la Madeleine, la corrélation entre les 16 paniers est significative pour 12 d'entre eux si on prend l'ensemble des retombées. Elle est très hautement significative pour 15 paniers sur 16 si on prend les feuilles séparément. Sur 16 dispositifs de récolte un seul se singularise.

Au Rouquet, pendant l'année 1967, la corrélation était hautement significative pour les 8 paniers et la litière totale, très hautement significative pour les mêmes avec les retombées de feuilles prises séparément. Ces résultats ont été confirmés en 1968 avec 20 paniers. Pour la litière totale, un seul n'est pas corrélé avec les 19 autres, la corrélation étant très hautement significative pour l'ensemble des paniers en ce qui concerne les feuilles.

Il y a donc une nette différence dans le degré de corrélation entre les différents capteurs, selon que l'on s'adresse à la litière totale ou à la seule fraction des feuilles. Elle s'explique aisément par le fait que, si pour la dernière, la répartition est facilement homogène à l'intérieur d'un peuplement, celle du bois, des fruits, ou des produits regroupés sous la rubrique « divers » est beaucoup plus aléatoire et provoque une certaine hétérogénéité de la retombée globale.

Par le calcul des valeurs mensuelles moyennes et de leurs caractéristiques (tabl. 3) on retrouve les mêmes constatations. Les litières prises en leur totalité, présentent sur une année un éventail de cœfficients de variation (Rouquet 146,1 à 27,1 et Madeleine 100,5 à 26,2) plus large que les feuilles prises isolément (Rouquet 69,4 à31,5 Madeleine 62,0 à 20,8). Ces dernières sont réparties d'une façon plus régulière à la Madeleine qu'au Rouquet : le cœfficient de variation moyen annuel qui est de 23,3 et de 23,8 au Rouquet tombe à 17,1 à la Madeleine ; alors que c'est l'inverse pour celui de l'ensemble de la litière (38,5 et 23,5 au Rouquet contre 46,4 à la Madeleine).

TABLEAU 3

Dispersion des mesures selon les stations étudiées, le nombre de paniers et la nature de la litière.

The number of litter-trays of the two sampling sites, and the amount of total litter and leaf litter collected in year 1967 and 1968-69.

station	période	nbr. paniers	nature de la litière	moyenne (g/m²) et erreur standard	erreur standard %	Coef. variation %
Madeleine	1968/69	16	Total	794,305 ± 92,232	11,6	46,4
			Feuilles	267,352 11,444	4,3	17,1
Rouquet	1967	8	Total	305,468 41,576	13,6	38,5
			Feuilles	170,856 12,856	7,5	21,3
	1968/69	20	Total	408,920 21,456	5,2	23,5
			Feuilles	263,652 14,032	5,3	23,8

La répartition plus uniforme des feuilles sur le sol de la Madeleine est à rapprocher des observations faites sur l'interception des précipitations par les mêmes

peuplements (RAPP et ROMANE, 1968) : la frondaison de ce bois doit être plus homogène que celle du Rouquet. Par contre, dans la première forêt, certainement à cause de la présence d'un grand nombre d'oiseaux, de quelques micocouliers dans la strate arbustive et de beaucoup de lierre, l'ensemble des matériels retournant au sol a une plus grande dispersion dans la station.

Pour les mêmes raisons, l'erreur standard de la moyenne est fonction, en plus du nombre de paniers, de la nature de la fraction envisagée. En ce qui concerne les feuilles on retrouve ainsi de nouveau une erreur standard moindre à la Madeleine qu'au Rouquet.

L'erreur relative enfin varie entre 30 et 10 % pour la litière globale, entre 17 et 9 % pour les feuilles selon la station et l'importance du dispositif de récolte.

L'intervalle de confiance des moyennes au seuil de probabilité de 95 % est de l'ordre de 10 % pour les feuilles. Il est nettement plus élevé, jusqu'à 25 %, pour les litières prises globalement.

3. ANALYSE CHIMIQUE.

Pour déterminer quantitativement les différents éléments minéraux participant au cycle biologique nous avons minéralisé la matière végétale (1 g par échantillon) par voie humide en présence de 10 cc d'acide nitrique ($d = 1{,}40$) et de 3 cc d'acide perchlorique.

Après attaque, le résidu est repris par l'eau, filtré et amené à 100 cc.

Le sodium et le potassium sont déterminés par photométrie de flamme sur une fraction aliquote, préalablement évaporée à sec (pour chasser tout excès d'acide perchlorique) puis reprise avec de l'acide nitrique à 2,5 %.

Le calcium, le magnésium, le fer, le manganèse, le cuivre et le zinc sont dosés directement dans la solution initiale par spectrophotométrie à absorption atomique.

La détermination du phosphore est faite sur la même solution, par colorimétrie, en présence de nitrovanadomolybdate d'ammonium.

L'azote enfin est déterminé par la méthode de Kjeldahl.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. Production de litière.

1. Cas des forêts de chêne vert.

a) *Le Rouquet.*

Les figures 1 et 2 donnent le rythme et les valeurs des retombées mensuelles globales et par fraction, ainsi que des feuilles seules. On constate qu'il y a une forte variabilité mensuelle et annuelle.

Dans cette espèce à feuilles persistantes, les retombées s'étalent sur toute l'année, avec un optimum d'avril à juin, le maximum absolu se situant chaque année en mai. Pendant ces trois mois, on note à la fois une chute importante de feuilles et d'inflorescences ; les glands tombant plus tard, en automne. Une seconde période de retombée se manifeste parfois en septembre. Elle accompagne une nouvelle poussée foliaire après la période de sécheresse estivale. Kira et Shidei (1967) indiquent un maximum de retombée en avril et mai pour des forêts à feuilles persistantes du Japon. Miller (1963) la situe en septembre et octobre pour *Nothofagus truncata,* ce qui, avec l'inversion des saisons dans l'hémisphère australe, correspond à la fin du printemps et au début de l'été.

Si les feuilles et les inflorescences sont responsables de ce rythme mensuel régulier, les chutes de bois, provoquées souvent par des facteurs météorologiques, sont elles, responsables de certaines irrégularités d'une année à l'autre. Même sans intervention de tels facteurs, le dispositif de collecte en lui-même, peut causer des anomalies lorsqu'une branche importante tombe sur un panier. Les retombées d'août 1967 et de janvier 1968 peuvent s'expliquer par le premier mécanisme. Celles de novembre 1968 sont dues à la seconde cause.

A cette périodicité mensuelle se superpose un cycle bisannuel qui se manifeste par une production plus importante des feuilles une année sur deux (fig. 2). Ces feuilles ont une durée de vie de deux ans en moyenne, certaines peuvent en atteindre trois. Sur le tableau 4 nous avons résumé les valeurs des retombées annuelles totales, ainsi que les poids des différentes fractions. Elles varient de 3,1 à 4,6 t/ha/an.

A première vue, la variabilité est très grande durant les quatre années d'observation. Comme nous savons qu'il existe un cycle de deux ans, nous pouvons

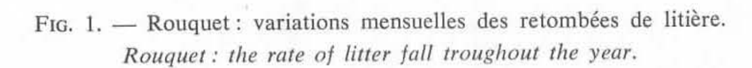


FIG. 1. — Rouquet : variations mensuelles des retombées de litière.
Rouquet : the rate of litter fall troughout the year.

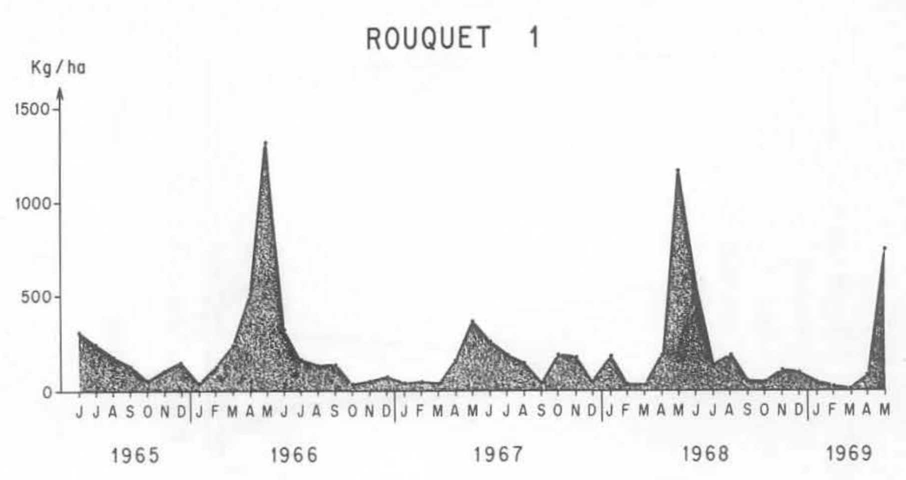


FIG. 2. — Rouquet : variation mensuelle de la retombée des feuilles seules.
Rouquet : the rate of monthly leaf litter fall.

TABLEAU 4
Retombées de litière de 1965 *à* 1969 *dans les deux stations de chêne vert (kg/ha/an).*
Annual litter fall in *Quercus ilex* stands for the years 1965-69 (kg/ha/year).

Station	Période	Feuilles	Bois	Inf.Fr.	Total
Rouquet	juin 65-mai 66	3444,4	688,8	525,3	4658,5
	juin 66-mai 67	1579,3	779,5	750,5	3109,3
	juin 67-mai 68	2673,3	1207,9	326,8	4208,4
	juin 68-mai 69	2087,4	524,2	780,5	3392,1
	moyenne	2446,2	800,1	595,8	3842,1
Madeleine	févr. 65-jan. 66	2535,3	1683,7	5627,6	9846,6
	févr. 66-jan. 67	1702,2	1389,5	1801,2	4892,9
	févr. 67-jan. 68	3980,5	1803,4	2854,5	8638,0
	févr. 68-jan. 69	2675,1	1107,2	832,9	4615,2
	moyenne	2723,3	1495,8	2779,0	6998,2

grouper les années par paires. Dans ce cas, nous obtenons les valeurs annuelles suivantes :

juin 65 à mai 67	litière totale	3,88 T/Ha/an
	feuilles	2,51
	bois	0,73
	inflorescences } fruits }	0,64

juin 67 à mai 69	litière totale	3,80
	feuilles	2,38
	bois	0,87
	inflorescences } fruits	0,55

Il y a donc une excellente répétition, si l'on compare deux périodes successives de deux ans, puisque sur quatre années nous obtenons ainsi une production moyenne de 3,84 ± 0,05 t/ha/an.

Mais ce cycle de deux ans de la production des feuilles, ne signifie pas, d'un point de vue strictement quantitatif, une succession régulière d'une année à l'autre. Si on fait le rapport de la production des feuilles de chaque année, on obtient pour les deux couples successifs :

1965/67 $\frac{3444}{1571} = 2,2$

1967/69 $\frac{2673}{2087} = 1,3$

Le chêne vert produit une quantité de feuilles très voisine pendant une période de deux ans, avec une année à production forte et une année à production plus faible, les écarts entre ces deux années étant très fluctuants, d'un cycle bisannuel au suivant.

Cette variation annuelle de la production de matière verte, s'accompagne d'une alternance de la formation des inflorescences et de la maturation des fruits.

1965/66 :	feuilles 3,4 T/Ha/an,	inflorescences-fruits 0,5 T/Ha/an
1966/67	1,6	0,7
1967/68	2,7	0,3
1968/69	2,1	0,8

Le rapport de production des inflorescences et fruits d'une année sur l'autre est en 1965/67 de 0,7, en 1967/69 de 0,4 donc inverse à celui des feuilles. Ces indices de relation entre la production d'organes reproducteurs sont encore accentués si l'on compare leurs rapports respectifs sur 4 ans.

On a pour les feuilles : $\frac{2,2}{1,3} = 1,7$

pour les inflorescences : $\frac{0,7}{0,4} = 1,7$

On peut donc admettre qu'il y a une relation assez intime dans la production de ces deux catégories d'organes. Les années à forte production de litière correspondant à 1966 et 1968, contre 1965 et 1967 pour la production d'inflorescences.

Son origine pourrait être cherchée dans une distribution différente d'une année à l'autre, des auxines et des hormones dans les méristèmes apicaux. Cette distribution est conditionnée par leur évolution en bourgeons végétatifs ou floraux, ou au contraire, conditionne cette évolution. Il est possible qu'à côté de ces mécanismes de la physiologie du développement, d'autres, d'origine métaboliques interfèrent aussi. Ainsi, la formation d'un grand nombre de feuilles peut s'accompagner d'une forte activité photosynthétique, donc d'une accumulation de métabolites et de réserves qui seront utilisées l'année suivante pour la production et la maturation des organes reproducteurs. En quantité, les poids suivants d'inflorescences et de fruits ont été déterminés de 1966 à 1969 :

— inflorescences .... 0,4-0,2-0,4 t/ha/an
— fruits .... 0,3-0,1-0,4 t/ha/an

La plus grande production d'inflorescence s'accompagne donc d'un meilleur rendement en fruits.

Une dernière confirmation de cette relation est fournie par l'étude de la proportion relative des différentes fractions de la litière, telles qu'elles sont indiquées sur le tableau 5. Si en moyenne les feuilles représentent les trois cinquième de l'ensemble, le bois un cinquième, et les inflorescences légèrement moins, pendant les deux années de forte production de litière, les feuilles constituent 73 et 63 % de la masse, les inflorescences 11 et 8 %, contre 51 et 61 % de feuilles, 24 et 23 % d'organes reproducteurs pendant les années opposées.

Durant les trois années pendant lesquelles nous avons utilisé deux placeaux distincts pour la récolte des litières, on a constaté une excellente corrélation en ce qui concerne le rythme de retombée et l'importance relative des différentes fractions. Seuls les résultats pondéraux étaient légèrement différents.

TABLEAU 5

Part respective des différentes fractions dans la litière de chêne vert.

Percentage division of weight of the various litter components for the two sites for each of the year between 1965-69.

Station	Période	Feuilles	Bois	Inf.Fr.
Rouquet	juin 65-mai 66	73,9 %	14,8 %	11,3 %
	juin 66-mai 67	50,8	25,1	24,1
	juin 67-mai 68	63,5	28,7	7,8
	juin 68-mai 69	61,5	15,4	23,0
	moyenne	63,7	20,8	15,5
Madeleine	févr. 65-jan. 66	25,7	17,1	57,1*
	févr. 66-jan. 67	34,8	28,4	36,8
	févr. 67-jan. 68	46,1	20,9	33,0
	févr. 68-jan. 69	58,0	24,0	18,0
	moyenne	38,9	21,4	39,7

* Cette valeur élevée est due à la présence de nervures des feuilles attaquées par *Lymantria.*

b) *La Madeleine.*

Ce bois a été ravagé au début de l'expérimentation par une invasion de chenilles défoliatrices de *Lymantria dispar L.* (1), qui ont provoqué la chute de toutes les feuilles en mai et juin 1965. Cette première année d'observation est donc anormale. De plus, nous avons récolté essentiellement les nervures des feuilles qui étaient très difficiles à trier et ont été classées en partie avec les inflorescences, à cause de leur ressemblance avec les hampes florales.

A partir de 1966, le rythme est redevenu normal (fig. 3, 4), le nombre de chenilles de *Lymantria* a diminué et actuellement le parasitisme a disparu. Si nous retrouvons la même alternance d'une année à l'autre dans la production des feuilles, il est à noter que les années sont décalées par rapport au Rouquet. Ce fait a certainement une cause biologique. On peut admettre que les forêts de chêne vert sont périodiquement envahies par *Lymantria*, ce qui provoque à son paroxisme une défoliation complète. L'année suivante, la chute des feuilles est faible, et ce n'est que deux ans après que l'on retrouvera une chute importante et un rythme normal. Ces années à parasitisme intense variant d'un bois à l'autre, expliqueraient le décalage du rythme de production de litière qui existe entre les différentes stations de chêne vert.

Ici encore la retombée maximale se produit en mai, la seconde période étant un peu plus tardive (octobre, novembre).

Les deux sous-stations diffèrent encore dans l'apport quantitatif de litière, la seconde étant constituée d'arbres plus jeunes, formant un taillis plutôt qu'une fûtaie.

La retombée moyenne sur deux ans a été de 7,37 t/ha/an de 1965 à 1967, de 6,63 t/ha/an de 1967 à 1969 (tabl. 4), ce qui correspond pour 4 ans à une retombée annuelle moyenne de 7 t/ha/an.

Proportionnellement, il y a moins de feuilles (2/5) et davantage d'inflorescences et de fruits (2/5) qu'au Rouquet. Mais l'accident de la première année empêche toute comparaison rigoureuse entre les deux stations (tabl. 5). Signalons que pour les deux dernières années nous retrouvons des proportions de 50, 25 et 25 %, qui se rapprochent plus de celles constatées dans la première station. Contrairement au Rouquet, on ne constate pas d'alternance entre la production de feuilles et d'inflorescences. On peut supposer qu'après le traitement subi par les

(1) *Lymantria dispar* L., lépidoptère, sous ordre des Hétéroneures, famille des Lymantriidae ou Liparidae. L'éclosion des œufs pondus en août de l'année précédente, a lieu en avril. C'est pendant leur développement qui dure de 6 à 10 semaines, que se situe leur activité dévastatrice.

La régulation des invasions périodiques tiendrait, d'après Favard (1962) à des contaminations périodiques par des virus, ainsi qu'à une multiplication parallèle d'autres parasites naturels, de sorte que ces envahissements ne se répètent que tous les 5 à 10 ans (Bonnemaison, 1961).

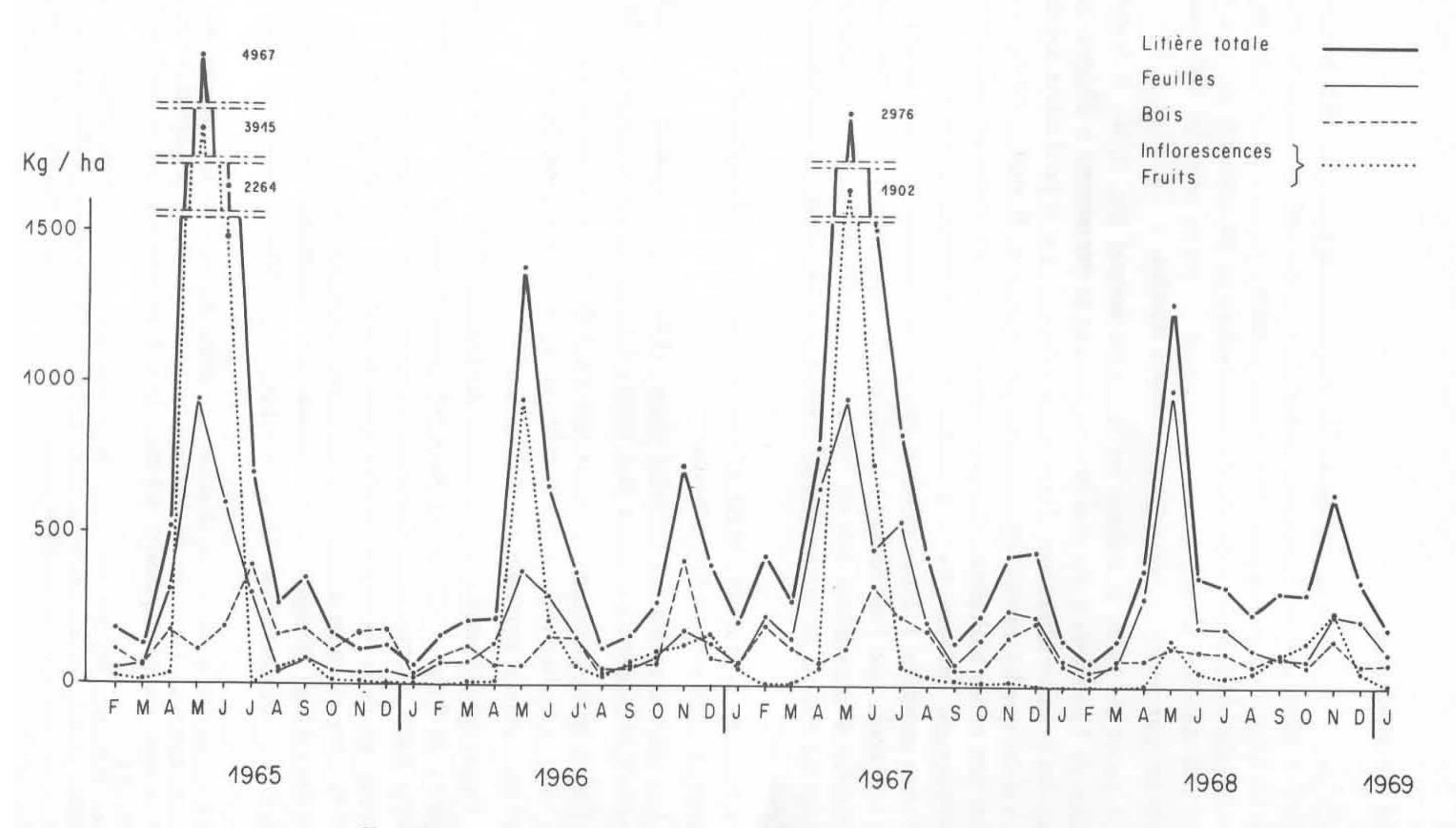


FIG. 3. — Madeleine : variations mensuelles des retombées de litière.
Madeleine : the rate of litter fall troughout the year.

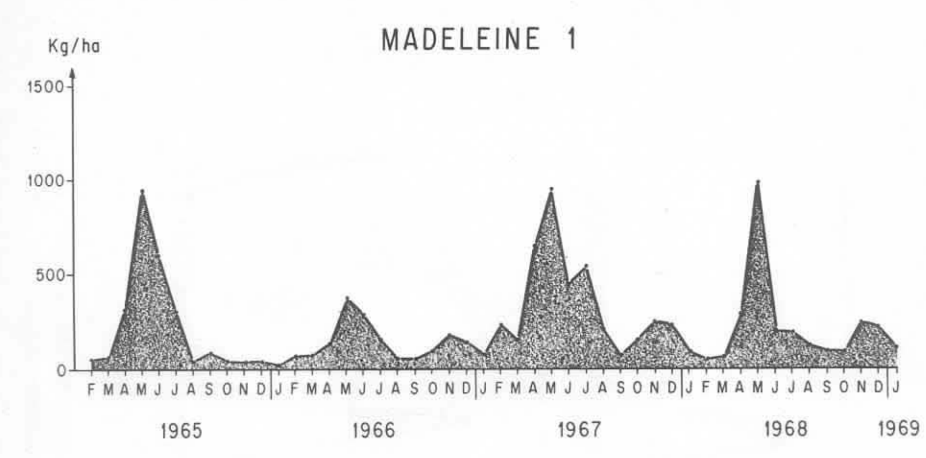


FIG. 4. — Madeleine : variation mensuelle de la retombée des feuilles seules.
Madeleine : the rate of monthly leaf litter fall.

arbres en 1965, il faudra attendre un certain laps de temps avant de retrouver un rythme biologique normal.

L'importante productivité de la Madeleine peut s'expliquer par l'action conjuguée de nombreux facteurs. Des données d'ordre sylvicole d'abord : les arbres sont moins nombreux, donc plus espacés, avec des couronnes plus étalées ; ils sont plus vigoureux et mieux développés. Des facteurs climatiques ensuite : la température et l'humidité (atmosphérique et du sol), légèrement plus élevées à la Madeleine qu'au Rouquet, peuvent entraîner une meilleure productivité. Le sol enfin, qui est plus riche en certains éléments biogènes importants tels que l'azote et le phosphore, souvent mieux approvisionné en eau, et par sa constitution physique (nous sommes sur un colluvium) plus apte à la pénétration des racines, peut lui aussi jouer un rôle non négligeable dans le potentiel de production élevé de cette station.

A côté de cet apport spécifique dû au chêne vert, le sol de la Madeleine a bénéficié d'un apport annuel de 500 kg/ha de matériel divers, produit essentiellement par la strate arbustive et le lierre. En plus nous avons récolté une quantité voisine constituée de déjections d'oiseaux et des gravillons qu'elles contiennent.

2. La production de litière par le chêne kermès.

Les retombées mensuelles de litière pendant les quatre années d'observation sont indiquées sur la figure 5.

Nous constatons qu'elles sont très régulières pour les deux garrigues étudiées : chute maximale en avril et mai, constituée par les feuilles et les inflorescences.

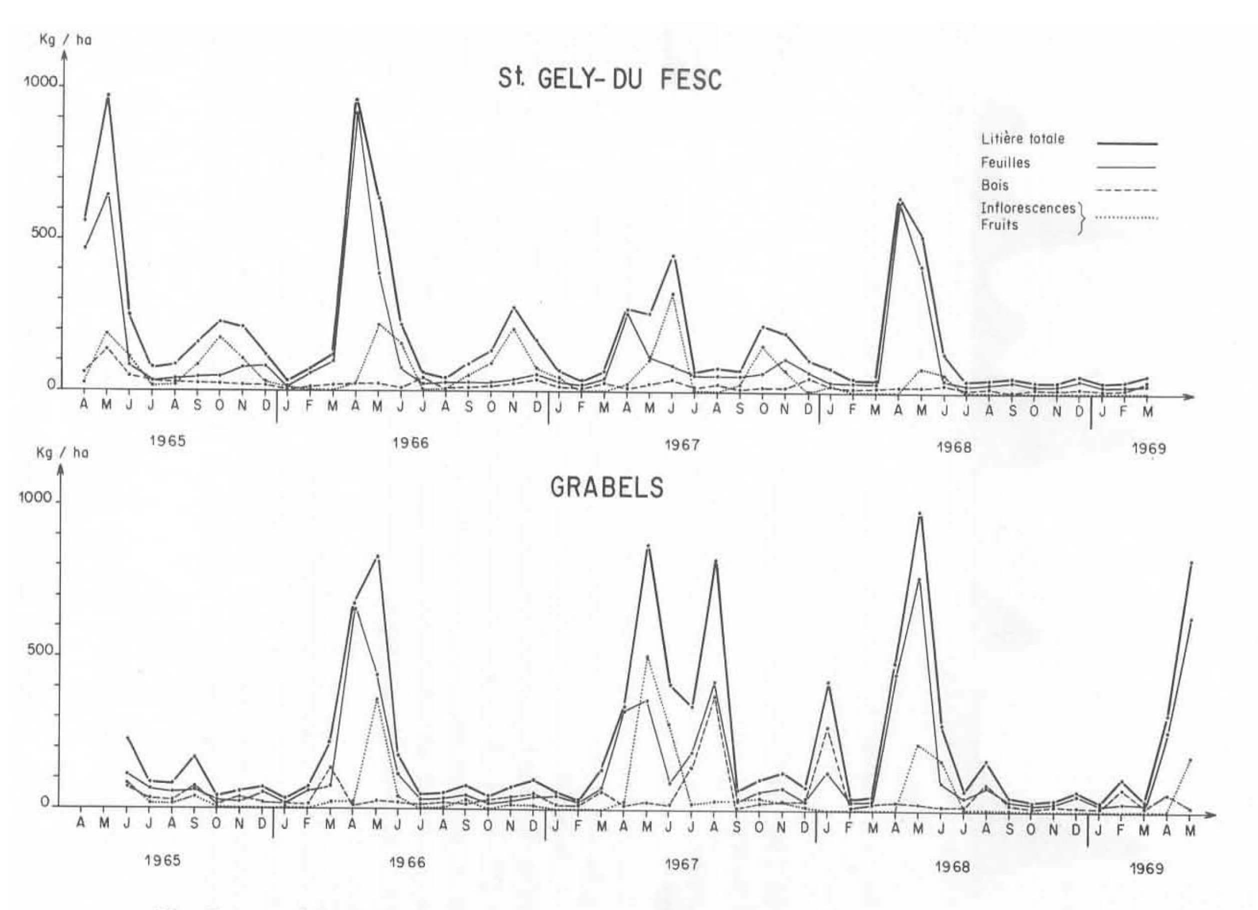


FIG. 5. — Variations mensuelles des retombées de litière dans les deux stations de chêne kermès.
The rate of litter fall troughout the year in the two Quercus coccifera *stands.*

Le maximum mensuel absolu a lieu en avril à St.-Gély, en mai à Grabels. On note parfois des accidents provoqués par des intempéries : ainsi le 7 août 1967, un fort orage accompagné de grêle, dévastait certaines zones des environs de Montpellier. La perturbation orageuse touchait aussi la station de Grabels, arrachant de nombreux rameaux et feuilles, et explique l'importante production de litière au cours de ce mois.

L'observation de la figure 5 le confirme : les anomalies constatées en août 1967 et janvier 1968 à Grabels, en octobre 1965, novembre 1966 au Puech du Juge sont dues essentiellement à des chutes de bois, donc à des actions violentes, qui ne peuvent être que météorologiques.

TABLEAU 6

Production de litière dans les deux stations de chêne kermès (kg/ha/an).

Annual litter fall in the two *Quercus coccifera* stations (kg/ha/year).

Station	Période	Feuilles	Bois	Inf. Fr.	Total
St. Gély du Fesc Puech du Juge	avril 65-mars 66	1691,2	425,8	778,9	2895,9
	avril 66-mars 67	1649,0	253,0	874,4	2776,4
	avril 67-mars 68	950,9	175,2	708,9	1835,0
	avril 68-mars 69	1342,7	119,8	140,9	1603,4
	moyenne	1404,8	243,4	625,8	2277,6
Grabels	juin 65-mai 66	1620,6	428,9	539,8	2589,3
	juin 66-mai 67	1132,5	294,7	600,9	2028,1
	juin 67-mai 68	2283,5	955,5	648,6	3887,6
	juin 68-mai 69	1299,5	284,8	344,6	1928,9
	moyenne	1584,0	491,0	533,5	2608,4

Du point de vue quantitatif (tabl. 6) la production de litière varie entre 1,6 et 2,9 t/ha/an au Puech, 1,9 et 3,9 t/ha/an à Grabels. Pour cette dernière station, la valeur de 3,9 t/ha/an en 1967 est due à la tempête citée précédemment, qui a produit 0,8 t/ha en août contre 0,1 t/ha pendant ce même mois au cours des autres années. Si on fait abstraction de cette valeur, on obtient une production moyenne sur 4 ans de 2,5 ± 0,7 t/ha/an.

Au Puech du Juge, la production annuelle moyenne est de 2,3 ± 0,7 t/ha/an. Elle a diminué nettement au cours des deux dernières années. De 1965 à 1967, elle était en moyenne de 2,84 ± 0,05 t/ha/an, pour ne plus se monter qu'à 1,72 ± 0,12 t/ha/an en 1967/69. Nous pensons que c'est une conséquence du grand nombre de recherches entreprises dans cette station, qui s'accompagne d'une détérioration progressive de la végétation.

On peut remarquer que la faible production de feuilles en 1967/68, et la

faible activité photosynthétique qui a pu en découler, s'est répercutée en 1968/69 par une très faible formation d'inflorescences, ce qui peut confirmer les observations faite au Rouquet concernant l'alternance production de feuilles, production d'inflorescences.

Pour ces litières de chêne kermès les feuilles représentent 60 %, le bois constitue 10 % de l'apport au Puech du Juge, 20 % à Grabels, les inflorescences et les fruits forment le reste (Tabl. 7).

A cette litière on peut ajouter un apport moyen annuel supplémentaire de 237 kg et 423 kg de matériel divers au Puech du Juge et à Grabels.

TABLEAU 7

Part relative des différentes fractions dans la production de litière.

Percentage division of weight of the various litter components for the two sites for each of the year between 1965-69.

Station	Période	Feuilles	Bois	Inf. Fr.
St Gély du Fesc Puech du Juge	avril 65-mars 66	58,4 %	14,7 %	26,9 %
	avril 66-mars 67	59,4	9,1	31,5
	avril 67-mars 68	51,8	9,5	38,6
	avril 68-mars 69	83,7	7,5	8,8
	moyenne	61,8	10,7	27,5
Grabels	juin 65-mai 66	62,6	16,6	20,4
	juin 66-mai 67	55,8	14,5	29,6
	juin 67-mai 68	58,7	24,6	16,7
	juin 68-mai 69	67,4	14,8	17,9
	moyenne	60,7	18,8	20,4

II. Apport au sol d'éléments minéraux par les litières.

Les éléments majeurs ont été déterminés tout au long des quatre années d'étude. Ultérieurement, nous avons ajouté le fer, le manganèse, le cuivre et le zinc, qui sont des éléments indispensables à la végétation à cause de leur rôle dans les processus d'oxydo-réduction aérobie (Fe, Cu), ou comme cofacteurs de réactions catalytiques (Mn, Zn, Cu).

1. *Composition minérale de la litière.*

Ayant à faire à des espèces à feuilles persistantes tombant d'une manière plus ou moins important pendant toute l'année, nous avions envisagé, dans un

premier temps, d'analyser mensuellement les litières pour savoir si leur composition était constante. Une première série de dosages a infirmé cette hypothèse. Il y a une fluctuation importante de la teneur en éléments minéraux d'un mois à l'autre et d'une station à l'autre, ce qui a nécessité des dosages mensuels sur l'ensemble des quatre années d'observation.

Sur le tableau 8 nous avons indiqué la moyenne et l'erreur standard à la moyenne obtenues pour les différents éléments dans la fraction feuilles et la fraction bois des deux stations de chêne vert.

TABLEAU 8

Comparaison de la composition moyenne en pour cent de matière sèche des litières de la Madeleine et du Rouquet (fraction feuilles, 34 échantillons et fraction bois, 31 échantillons) et test « t » de Student.

Differences in the mineral composition of leaf and twig litter between the "Madeleine" and the " Rouquet " sites (significance tested by Student " t " test).

	Station	Na	K	Ca	Mg	P	N	Fe	Mn	Zn	Cu
feuilles	Madeleine	0,05	0,55	1,85	0,18	0,12	1,37	0,024	0,005	0,013	0,007
	Rouquet	0,04	0,44	1,62	0,12	0,07	0,88	0,024	0,032	0,030	0,012
	"t" Student	NS	***	***	***	***	***	NS	***	NS	NS
bois	Madeleine	0,05	0,40	2,57	0,13	0,08	0,96	0,024	0,002	0,010	0,004
	Rouquet	0,02	0,21	2,42	0,10	0,07	0,75	0,027	0,009	0,018	0,006
	"t" Student	***	***	NS	**	*	***	NS	***	*	NS

*** Différence très hautement significative.
** Différence hautement significative.
* Différence significative.
NS Différence non significative.

On constate qu'il y a une différence très nette entre les deux forêts. Les litières de la Madeleine sont plus riches en éléments majeurs, celles du Rouquet en oligo-éléments. L'application du test de Student montre que ces différences entre les deux stations sont hautement significatives pour tous les éléments à l'exception du fer et du cuivre, ainsi que du zinc et du sodium, ces derniers en ce qui concerne les feuilles.

Les valeurs observées dans la première forêt sont en parfait accord avec celles citées par WITTICH (in DUVIGNEAUD et DENAEYER DE SMET, 1964) concernant des essences feuillues et résineuses d'Allemagne et de Scandinavie ; celles du Rouquet par contre sont plus faibles pour le potassium, le magnésium et surtout le phosphore.

Cette différence s'explique par la nature du substrat édaphique des deux forêts et la disponibilité variable en éléments biogènes. Le sol de la Madeleine (rendzine forestière sur colluvium) est beaucoup plus riche en sodium, potassium et magnésium échangeable

que celui du Rouquet (sol brun méditerranéen), et il possède du calcaire actif (LOSSAINT, 1967). De plus, l'activité humaine qui s'est manifestée depuis fort longtemps sur le premier site, se traduit par une plus grande richesse en phosphore et en azote. Seul le fer libre est en proportion plus importante dans le sol du Rouquet ce qui se retrouve dans la végétation.

Si les différences de composition chimique de la végétation des deux stations sont en rapport avec la réserve en éléments minéraux du sol, les variations qui se succèdent mensuellement tout au long des années d'observation sont plus difficiles à expliquer. Elles sont de plus, très importantes, et à titre d'exemple nous pouvons indiquer les valeurs extrêmes suivantes concernant le Rouquet :

Feuilles :	K	0,29 – 0,58 %	bois :	K	0,05 – 0,42 %
	Ca	1,22 – 1,80		Ca	1,03 – 3,66
	P	0,04 – 0,10		P	0,02 – 0,17
	N	0,77 – 1,19		N	0,66 – 0,98
	Fe	0,015 – 0,073		Fe	0,010 – 0,059

Contrairement aux observations de GRUNERT (1964), il ne nous a pas été possible de mettre en évidence la moindre relation entre les périodes de retombée et la composition des litières, lorsqu'on compare les quatre années d'observation d'une part, les deux groupements de même essence d'autre part. Les seules explications que l'on puisse avancer pour interpréter ces écarts, et qui ne s'appliquent d'ailleurs qu'à des cas particuliers, sont la chute de feuilles encore vertes, ou celle plus ou moins précoce des feuilles en train de jaunir, sous l'effet du vent et au moment des tempêtes. Il est bien connu que la composition des feuilles varie tout au long de leur existence et au moment de leur dépérissement. Le tableau 9 qui indique la composition moyenne des feuilles d'un an, de deux ans et de la litière fraîche donne une image de ces variations qui auraient été sans doute encore plus fréquentes si les prélèvements avaient été plus nombreux. Les éléments les plus fluctuants sont le potassium, le calcium, l'azote et les oligo-éléments. Dans les feuilles prêtes à tomber, il y a un appauvrissement en potassium, azote et manganèse, une augmentation de la teneur en calcium, fer, cuivre et zinc. Naturellement, ces résultats ne sont que relatifs, car ils ne tiennent pas compte de la variation peut-être parallèle du poids des feuilles. Dans le même ordre d'idée, la nature de la fraction ligneuse, selon qu'elle est constituée de jeunes rameaux, de branches plus âgées, de bois ou d'écorce influe sur la composition mensuelle de cette fraction.

Pour les éléments majeurs : Na, K, Ca, Mg, P et N, nous avons établi annuellement le rapport : somme des éléments $\times$ 100 / poids de litière annuelle, donc la teneur moyenne de ces six éléments dans la litière globale. On obtient :

Madeleine	4,1-3,9-3,6-3,8
Rouquet	3,3-3,0-3,0-3,2

TABLEAU 9

Rouquet. Composition en pour cent des feuilles de première année, de seconde année et de celles de la litière.

Rouquet. Mineral composition of the one and two year old fresh leafs of *Quercus ilex* compared with that of the leaf litter.

Feuilles	Na	K	Ca	Mg	P	N	Fe	Mn	Zn	Cu
1ère année	0,02	0,62	0,85	0,14	0,07	1,42	0,015	0,029	0,005	0,001
2ème année	0,02	0,61	1,30	0,12	0,08	1,17	0,021	0,044	0,007	0,001
litière	0,04	0,44	1,62	0,12	0,07	0,88	0,024	0,032	0,030	0,012

soit une moyenne de 3,8 pour la première station, 3,1 pour la seconde, ce qui confirme les différences de composition des deux. Par contre, on constate que malgré les variations importantes d'un mois à l'autre, les compositions annuelles moyennes sont très proches.

Les litières de chêne kermès, tout en montrant des fluctuations identiques de leur composition chimique d'une récolte à la suivante, présentent une composition moyenne plus proche entre les deux garrigues. Seule leur teneur en fer et en manganèse est très significativement différente entre Grabels et le Puech du Juge, alors que celle en potassium, en magnésium, en azote et même en calcium est assez voisine. La teneur moyenne en éléments majeurs est néanmoins plus élevée à Grabels (3,2 %) qu'au Puech du Juge (2,9 %).

2. *L'apport au sol d'éléments minéraux par les litières de chêne vert.*

a) *Le Rouquet.*

Pour l'ensemble des quatre années, le sol de cette station a bénéficié d'un apport de 485 kg/ha d'éléments majeurs (Tabl. 10), ce qui correspond à une moyenne annuelle de 121,3 kg/ha auxquels il faut ajouter 3,5 kg/ha/an d'oligo-éléments déterminés sur deux ans seulement.

Si l'on groupe les années par paires, ce qui se justifie par l'existence du cycle bisannuel de la retombée de litière, on obtient les valeurs suivantes :

1965-67 : 247,8 kg/ha d'éléments majeurs
1967-69 : 237,5 » »

avec des moyennes annuelles de 123,9 et 118,7 kg/ha. Les écarts absolus de la moyenne sur quatre ans, qui étaient de 27 %, passent alors à 2 %. En tenant compte du même fait, nous avons déterminé pour les années 1967-69, 2,1 kg/ha de fer ou de manganèse, 2,4 de zinc et 2,8 de cuivre, ce qui donne un apport annuel moyen d'un kilogramme de chacun des deux premiers éléments, de 1,2 et 1,4 kg/ha de zinc et de cuivre.

TABLEAU 10

Apport au sol d'éléments minéraux (kg/ha/an) par l'intermédiaire des litières de chêne vert.
Rate of addition of mineral constituants to the soil beneath *Quercus ilex* stands (*kg/ha/year*).

Station	Période	Na	K	Ca	Mg	P	N	Fe	Mn	Zn	Cu	Total Na à N
Rouquet	juin 65-mai 66	1,24	22,28	78,32	5,98	4,93	41,65					154,40
	juin 66-mai 67	1,02	13,43	48,14	3,43	2,53	24,87					93,42
	juin 67-mai 68	1,03	15,01	70,21	4,35	2,23	34,55	0,930	1,062	0,882	0,570	127,38
	juin 68-mai 69	0,85	13,97	59,11	4,48	1,59	30,11	1,146	1,022	1,537	2,191	110,11
	Total	4,14	64,69	255,78	18,24	11,29	131,18	2,076	2,084	2,419	2,761	485,31
	Moyenne annuelle	1,03	16,17	63,94	4,56	2,82	32,79	1,038	1,042	1,209	1,380	121,32
Madeleine	fév. 65-jan. 66	2,59	62,50	172,35	14,03	20,04	113,10					404,61
	fév. 66-jan. 67	2,30	26,64	85,02	8,65	6,47	60,99					190,07
	fév. 67-jan. 68	4,33	41,80	140,14	11,22	9,16	105,23	1,113	0,230	0,252	0,234	311,88
	fév. 68-jan. 69	1,99	23,24	89,57	7,35	2,79	50,79	1,196	0,234	1,124	0,747	175,73
	Total	11,21	154,18	487,08	41,31	38,46	350,11					1082,29
	Moyenne annuelle	2,80	38,54	121,77	10,33	9,61	87,53	1,154	0,232	0,688	0,490	270,57

Sur l'ensemble des quatre années, 63 % des éléments ont été fournis par les feuilles, 23 % par le bois, 14 % par les inflorescences et les fruits (Tabl. 11). Ces pourcentages varient d'année en année. On constate ainsi que les années à forte chute de feuilles, ce sont elles qui sont responsables d'un plus grand apport, les années suivantes c'est le rôle des inflorescences et des fruits comme source d'éléments minéraux pour le sol qui s'accroît.

Individuellement le calcium est l'élément apporté en plus grande quantité (64 kg/ha/an), suivi de l'azote (33 kg/ha/an), du potassium (16 kg/ha/an), du magnésium (4 kg/ha/an), du phosphore (3 kg/ha/an) et du fer (1 kg/ha/an).

L'étude de la proportion de chaque élément (Tabl. 12) par rapport au poids total retournant au sol permet d'établir une série de successions pour la litière totale et les différentes fractions, successions qui montrent l'importance de chaque

TABLEAU 11

Rouquet. Part respective des différentes parties de la litière dans l'apport au sol d'éléments majeurs.

The proportion of the total mineral elements derived from the different parts of the litter fall.

années	Feuilles	Bois	Inf. Fr.
1965 – 1966	72,0 %	15,9 %	12,1 %
1966 – 1967	52,7	28,1	19,1
1967 – 1968	65,1	28,1	6,8
1968 – 1969	61,1	20,0	18,8
moyenne	62,7	23,0	14,2

TABLEAU 12

Rouquet. Part respective des différents éléments majeurs et oligo-éléments dans les diverses fractions de la litière.

The proportion of each of the mineral elements derived from the different parts of the litter fall.

	% éléments majeurs						% oligo-éléments			
	Na	K	Ca	Mg	P	N	Fe	Mn	Zn	Cu
Feuilles	1,0	14,4	51,6	4,0	2,3	26,8	22,8	32,6	28,7	15,7
Bois	0,6	5,7	67,5	2,9	2,0	21,4	42,2	14,4	33,0	11,3
Infl. Fr.	0,5	21,5	32,3	4,3	3,0	38,3	12,2	8,1	23,4	56,3
Total	0,8	13,3	52,7	3,7	2,3	27,0	22,9	24,1	28,0	25,0

élément dans le cycle biogéochimique. Pour l'ensemble de la litière nous avons la série :

Ca > N > K > Mg > P > Na et Zn > Cu > Mn > Fe

qui n'est d'ailleurs pas uniforme dans les trois fractions :

feuilles	Ca > N > K > Mg > P > Na	et	Mn > Zn > Fe > Cu
bois	Ca > N > K > Mg – P > Na		Fe > Zn > Mn > Cu
inf. fr.	N > Ca > K > Mg > P > Na		Zn > Cu > Mn > Fe

Pour les éléments majeurs l'ordre change peu. Le calcium et l'azote sont toujours les mieux représentés, mais leurs proportions relatives varient d'une fraction à l'autre. Pour les oligo-éléments au contraire les variations sont bien plus importantes.

b) *Madeleine.*

Dans cette seconde station de chêne vert, l'apport d'éléments majeurs s'élève à 1 082 kg/ha pour l'ensemble de la période d'observation se répartissant en

594 kg/ha pendant les deux premières années et 488 kg/ha pendant les deux suivantes, avec une moyenne de 270 kg/ha/an.

L'apport est nettement plus important qu'au Rouquet. Cela est le résultat à la fois d'une plus grande production de litière et d'une plus grande richesse de cette litière. Comme nous l'avons déjà signalé, la composition moyenne passe de 3,1 % au Rouquet à 3,8 % à la Madeleine.

Contrairement à la première station, la différence entre les deux couples d'années, 1965-67 et 1967-69 est importante. Elle est le résultat de la défoliation complète de mai et juin 1965, qui a entraîné un retour au sol d'une quantité d'éléments minéraux supérieure à la normale. On ne retrouve donc pas, durant la période étudiée, un rythme aussi régulier qu'au Rouquet.

Le calcium est encore l'élément (Tabl. 10) qui se trouve en plus grande quantité (115 kg/ha/an) (1), toujours suivi de l'azote (78 kg/ha/an), du potassium (32 kg/ha/an), du magnésium (9 kg/ha/an), du phosphore (6 kg/ha/an) et du sodium (3 kg/ha/an).

L'apport annuel d'oligo-éléments est de 2,5 kg/ha, comprenant essentiellement du fer (1,1 kg/ha) suivi du zinc, du cuivre et du manganèse. Si la quantité de fer est la même qu'au Rouquet, les trois autres éléments mineurs dosés sont beaucoup moins représentés dans la litière de la Madeleine qu'ils ne le sont au Rouquet.

Pour les deux dernières années, 56 % des éléments majeurs étaient contenus dans les feuilles, 26 % dans le bois et 18 % dans les inflorescences et les fruits. Ces proportions sont voisines de celles constatées dans l'autre groupement.

Un classement de chaque élément par rapport à la masse totale retournant au sol donne une succession identique à celle du Rouquet pour les éléments majeurs. Par contre, les oligo-éléments sont en proportion nettement différente :

litière totale	Fe > Zn > Cu > Mn
feuilles	Fe > Zn > Cu > Mn
bois	Fe > Zn > Cu > Mn
inflorescences, fruits	Fe > Cu > Zn > Mn

Le fer domine à la Madeleine, le manganèse vient en dernier lieu. On peut aussi noter que le cuivre doit jouer un rôle particulier dans les inflorescences du chêne vert, puisqu'il occupe, dans les deux stations, la seconde place, devant le zinc et le manganèse, dans cette dernière fraction.

(1) Valeurs calculées sur les deux dernières années qui n'ont pas été perturbées.

3. *Chêne kermès.*

Dans les deux garrigues étudiées, la litière annuelle renferme en moyenne 65 kg/ha d'éléments majeurs à Saint-Gély et 84 kg/ha à Grabels. La variation d'une année à l'autre atteint 26 % dans la première station, 34 % dans la seconde. Cette dernière valeur, très élevée, est due à la tempête d'août 1967. Si l'on ne tient pas compte de cette année, l'apport annuel moyen serait voisin (69 et 65 kg/ha) dans les deux stations.

Les feuilles constituent la source principale des éléments retournant au sol : 60 à 66 % de l'ensemble, donc presque les deux tiers. Les inflorescences viennent en second lieu, le bois en dernier. La situation est ici différente de celle du chêne vert, où le bois était toujours responsable d'un plus grand apport que les inflorescences.

Le calcium est l'élément le plus important (Tabl. 13). avec 33 et 47 kg/ha/an il représente à lui seul 50 % des éléments majeurs. L'azote, 19,5 et 23,5 kg/ha/an, soit 30 % des éléments analysés vient en seconde place, suivi du potassium (9 kg/ha/an ou 11 %). Le magnésium, le phosphore (en quantité très faible à Saint-Gély) et le sodium viennent ensuite.

Les quatre oligo-éléments analysés représentent un apport annuel de 1,2 et 1,3 kg/ha, soit entre 1 et 1,5 % des éléments dosés. A Saint-Gély, le manganèse est le plus important de ces éléments biogènes. Il est suivi du fer. A Grabels l'ordre est inversé.

Pour les éléments majeurs, leur proportion dans les différentes fractions est identique dans les deux groupements et semblable à celle du chêne vert :

feuilles	Ca > N > K > Mg > P > Na
bois	Ca > N > K > Mg > P > Na
inflorescences-fruits	Ca – N > K > Mg > P > Na

ce qui n'est plus le cas avec les oligo-éléments où l'on a les successions suivantes :

St. Gély	feuilles	Mn > Fe > Zn > Cu
	bois	Fe > Zn > Mn > Cu
	inf. fr.	Fe > Mn > Zn > Cu
Grabels	feuilles	Fe > Mn > Zn > Cu
	bois	Fe > Zn > Mn > Cu
	inf. fr.	Fe > Zn > Mn > Cu

Si la proportion est semblable dans le bois, elle est légèrement différente pour les feuilles et les inflorescences. Cela est essentiellement le résultat d'une plus grande absorption de manganèse dans la première station.

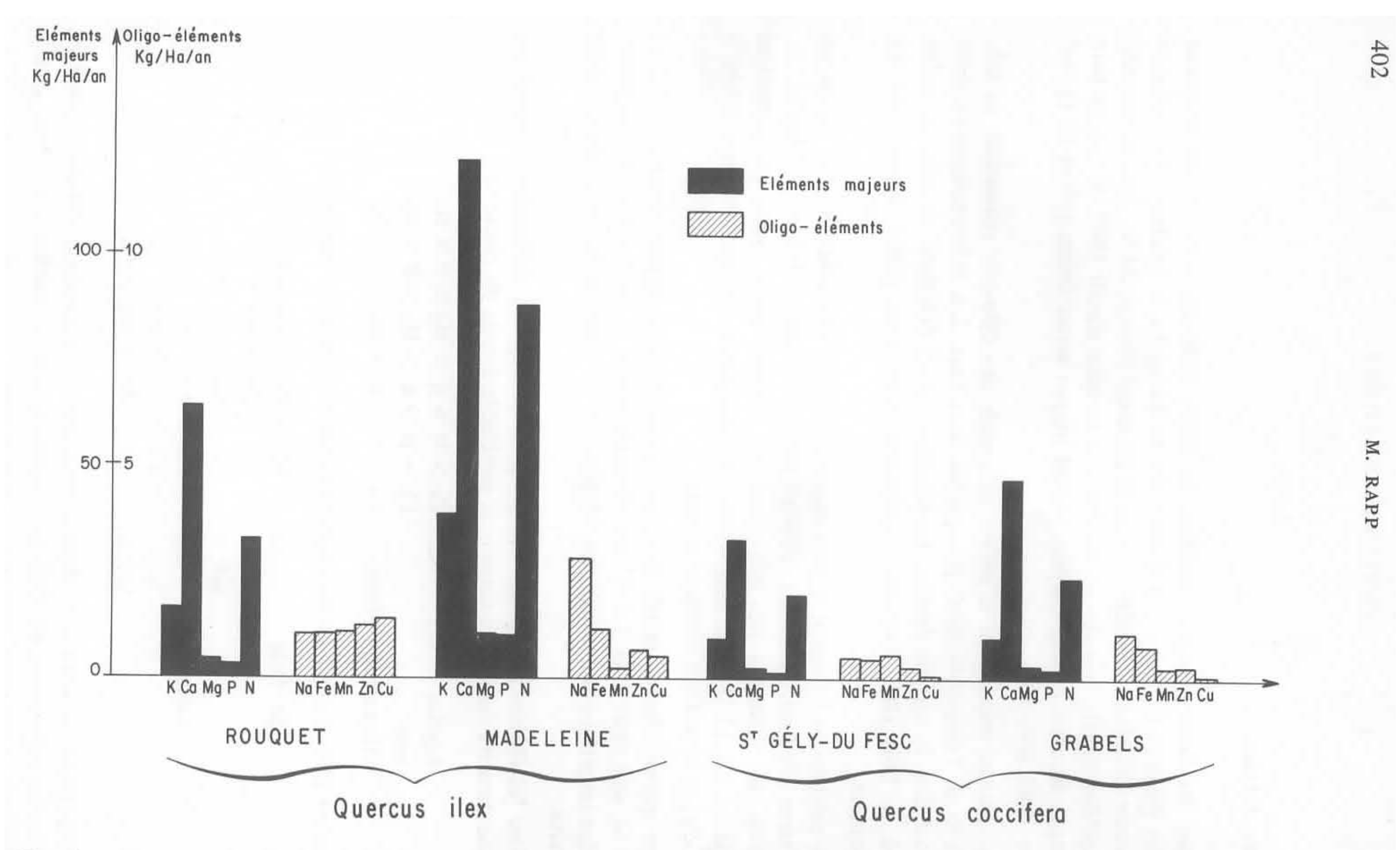


FIG. 6. — Apport annuel moyen d'éléments minéraux (kg/ha/an), par l'intermédiaire des litières dans les quatres groupements étudiés.
Mean annual quantities of elements (kg/ha/year) reaching the floor with the litter fall in the four sites.

TABLEAU 13

Apport au sol d'éléments minéraux (kg/ha/an) par l'intermédiaire des litières de chêne kermès.

Rate of fall of mineral constituants by *Quercus coccifera* litter (kg/ha/year)

Station	Période	Na	K	Ca	Mg	P	N	Fe	Mn	Zn	Cu	Total Na à N
Puech du Juge	avr. 65-mars 66	0,29	11,97	37,27	2,87	1,02	25,71					79,13
	avr. 66-mars 67	0,99	11,16	39,02	3,41	1,10	23,11					78,79
	avr. 67-mars 68	0,43	7,97	27,86	1,66	0,55	15,27	0,407	0,485	0,161	0,011	53,74
	avr. 68-mars 69	0,33	5,08	26,76	1,66	0,25	13,99	0,457	0,675	0,236	0,009	48,07
	Total	2,04	36,18	130,91	9,60	2,92	78,08	0,864	1,160	0,397	0,020	259,73
	Moyenne annuelle	0,51	9,04	32,73	2,40	0,73	19,52	0,432	0,580	0,199	0,010	64,93
Grabels	juin 65-mai 66	1,76	9,90	45,66	2,74	1,54	22,67					84,27
	juin 66-mai 67	0,78	7,63	35,40	2,19	1,14	17,67					64,81
	juin 67-mai 68	0,88	12,79	72,94	4,43	1,74	34,17	0,802	0,376	0,407	0,032	126,95
	juin 68-mai 69	0,69	5,67	33,32	2,44	0,62	19,06	0,673	0,175	0,222	0,017	61,80
	Total	4,11	35,99	187,32	11,80	5,04	93,57	1,475	0,551	0,629	0,049	337,83
	Moyenne annuelle	1,03	8,99	46,83	2,95	1,26	23,49	0,737	0,275	0,314	0,024	84,45

III. COMPARAISON DE NOS RÉSULTATS AVEC CEUX D'AUTRES GROUPEMENTS FORESTIERS.

De nombreux auteurs ont étudié la production et la composition minérale des litières des écosystèmes forestiers et nous possédons actuellement un grand nombre de données.

A première vue, il paraît tentant et facile d'établir une classification des biocénoses terrestres, soit en fonction de la quantité de litière produite, soit de leur implantation dans différentes zones climatiques. En réalité, de nombreux facteurs interviennent dans la production de litière. Aux conditions climatiques s'ajoutent la nature du sol sur lequel s'est développé chaque groupement, ainsi que les caractéristiques biologiques de l'espèce : rythme de retombée des litières (feuilles

persistantes ou caduques), âge des arbres (la production de litière diminue avec l'âge), ou encore les données sylvicoles et dendrométriques propres à tout peuplement (comme sa densité).

Rien qu'entre le Rouquet et la Madeleine, bois de chêne vert qui se sont développés sous un climat identique, nous observons une grande différence dans la masse de litière et d'éléments minéraux retournant annuellement au sol. Dans ce cas, elle est fonction à la fois de caractères dendrométriques (tabl. 1), pédologiques, micro et pédoclimatiques ou physiologiques différents. Si l'on ajoute à cela des facteurs biotiques tel le décallage des années à forte retombée, ou l'action passagère de parasites, on se rend compte des difficultés qui entourent toute tentative de comparaison.

Tout cela, sans parler des variables inhérantes à l'étude, tel le mode de dessication des échantillons et d'expression des résultats (75 °C, 100 °C, matière séchée à l'air), de détermination de la litière : feuilles seules, litière totale d'une essence, de tout l'écosystème. Rappelons à ce sujet que les auteurs russes regroupent sous le terme de litière = « opad » : « la quantité de matière organique contenue dans toutes les parties des plantes, aussi bien aériennes que souterraines mourrant annuellement, ainsi que les individus et parties d'individus morts par vieillissement ou par élimination naturelle » (RODIN et BAZILEVICH 1967). Les auteurs anglo-saxons, et nous-même, au contraire, nous réservons ce terme de litière à la matière organique perdue par les arbres et arbustes, qui ne constitue de ce fait qu'une partie, d'ailleurs très importante, de la litière globale.

Néanmoins on peut dire que l'on a une augmentation de la production de litière en passant des régions froides à l'équateur. RODIN et BAZILEVICH (1968) ont indiqué que l'on passe successivement de 1,8 t/ha/an de litière dans la sapinière de la Taiga à 6,5, 7 et 9 t/ha/an dans les chênaies, les forêts à bouleau et les hêtraies d'Europe continentale, pour atteindre 21 et 25 t/ha/an dans les forêts tropicales et équatoriales.

Par contre, si l'on fait une étude à grande échelle, les variations d'un peuplement à l'autre, même d'essence identique, deviennent très importantes. Ainsi MANIL et al (1963) ont indiqué pour des hêtraies de l'Ardenne belge des productions de litière variant de 3,5 à 6,3 t/ha/an selon la station. Sur le tableau 14, nous avons regroupé certains résultats concernant les chênaies et les hêtraies, en ne sélectionnant que des valeurs obtenues dans des conditions comparables aux nôtres. Avec des retombées de 4 à 7 t/ha/an, le chêne vert se place dans la moyenne de ce genre, la productivité étant légèrement supérieure dans notre station de la Madeleine. Nos résultats sont voisins de ceux cités pour d'autres peuplements à feuilles sempervirentes par MILLER (1963), 5,2 t/ha/an pour *Nothofagus truncata* et KIRA (1967), 6 t/ha/an pour une forêt mélangée d'essences à feuilles persistantes.

Si l'on possède une profusion de données pour les groupements forestiers, il n'en va plus de même avec la végétation arbustive dense formant la garrigue ou des groupements similaires (maquis, chaparral). L'étude de leur production de litière ne semble pas avoir suscité beaucoup d'intérêt ; seules quelques tentatives d'établissement de leur biomasse et de la productivité globale, permettent, indirectement, de signaler que les feuilles de *Rhododendron maximum* et *Kalmia latifolia* représentent de 1,1 à 1,6 t/ha (WHITTACKER, 1962), celles de *Quercus coccifera* 1,5 t/ha (LONG et al., 1967). Cette dernière estimation faite sur la même garrigue que nos propres mesures, mais à un stade plus jeune, est dans la ligne de nos observations.

TABLEAU 14

Apport au sol de litière et d'éléments minéraux (kg/ha/an) dans différents groupements de chêne et de hêtre.

Litter production and mineral elements contribution (kg/ha/year) to the soil by litter fall in *Quercus* and *Fagus* stands from various authors

Espèces	Auteur	Age (ans)	Litière	Eléments minéraux
Quercus robur	MINA (1955)*	95 140	3700 4400	170 185
Quercus sp.	AFANAS'YEVA (1966)		4700	225
	DZHAFAROV (1960)*	270	2700	107
	REMEZOV (1964) REMEZOV (1962)	12 48 100	2600 3300 4500	78 124 172
	NESHATAYEV (1966)	20 75 250	5300 5700 5400	163 188 177
Quercus petraea	CARLISLE (1966)	80	3900	117
Quercus ilex	RAPP (présent travail)	 140	7000 3800	270 121
Fagus sylvatica	EBERMAYER (1876)*	190	3200	146
Fagus sp et *Pinus* sp	EHWALD et al (1961)		3600	162
Fagus orientalis	DZHAFAROV (1961)*	110	5200	226
Nothofagus truncata	MILLER (1963)		5700	136

* Extrait de RODIN et BAZILEVICH (1968).

La comparaison de l'apport des éléments minéraux est encore plus délicate. Le nombre d'éléments dosés, l'échantillonnage et l'expression des résultats (en éléments, en oxydes, en cendres) varient souvent, sans parler de l'évolution des techniques de détermination.

DUVIGNEAUD et DENAEYER DE SMET (1964) citent d'après WITTICH les apports moyens suivants pour les forêts de feuillus de Suède et d'Allemagne :

Ca	50 – 90	Kg/Ha/an.
N	± 40	
K	± 20	
Mg	5 – 9	
P	4 – 12	

ce qui correspond à un apport global de 110 à 170 kg/ha/an d'éléments majeurs. MANIL et al. (1963) le situent entre 57 et 134 kg/ha/an dans les hêtraies de l'Ardenne. Si l'apport au Rouquet cadre avec ces valeurs, il n'en va plus de même à la Madeleine, où il est beaucoup plus important, même durant les deux années non perturbées par *Lymantria*.

En calculant la teneur en cendres globale des litières du tableau 14, on constate que le bois de la Madeleine se rapproche des stations étudiées par MINA, AFANAS'YEVA et REMEZOV (chênaies âgées), avec une teneur en cendres de l'ordre de 3,8 à 4,6 %. Le Rouquet lui est plus proche des écosystèmes décrits par CARLISLE ou NESHATAYEV, dont les litières sont plus pauvres (3 à 3,3 % d'éléments minéraux).

TABLEAU 15

Retombée annuelle de litière et apport au sol d'éléments minéraux pour les quatre stations étudiées (kg/ha/an).

Annual rate of which the litter and mineral elements return to the soil in the four stations (kg/ha/year)

	Essence	*Quercus ilex*		*Quercus coccifera*	
	Station	Rouquet	Madeleine*	Puech du Juge	Grabels
Production de litière	Quantité totale	3842	6626	2278	2608
	Feuilles seules	2446	3328	1405	1584
	Périodicité annuelle	rythme de 2 ans	rythme de 2 ans	rythme annuel	rythme annuel
	Périodicité mensuelle	avril, *mai* juin	avril, *mai* juin	*avril*, mai	avril, *mai*
Apport d'éléments minéraux	Na	1	3	0,5	1
	K	16	38	9	9
	Ca	64	122	33	47
	Mg	4	10	2	3
	P	3	10	1	1
	N	33	87	19	23
	Fe, Mn, Zn, Cu	5	2,5	1	1

* Moyenne établie sur les deux dernières années d'observation.

Quant au chêne kermès, nous n'avons pas trouvé de valeur de référence ou de comparaison en ce qui concerne l'apport d'éléments minéraux par les litières. Par rapport au chêne vert il y en a deux à quatre fois moins, ce qui semble normal pour un type de végétation dont la biomasse est sensiblement plus faible.

CONCLUSIONS

Quatre années d'observation montrent que deux forêts de chêne vert produisent annuellement, l'une (Rouquet) 3,9, l'autre (Madeleine) 7 tonnes de litière par hectare. Sous des conditions climatiques semblables, cette espèce manifeste donc une grande différence dans la production de matière verte.

La chute de litière est soumise à un rythme bisannuel : il y a une alternance régulière d'années à production importante et d'années à production plus faible. Groupés par paires, les résultats sont très voisins d'un couple d'année au suivant (Rouquet, 1965-67, 3,88 t/ha/an, 1967-69, 3,80 t/ha/an). Au courant de l'année, le maximum de retombée a lieu d'avril à juin. Il est constitué par des feuilles et des inflorescences.

Les feuilles constituent l'essentiel de la litière (50 à 60 % du total). Elles ont une durée de vie de deux ans. Le bois, les inflorescences et les fruits, se partagent à égalité le reste.

Par son intermédiaire le sol bénéficie d'un apport de 120 et 270 kg/ha/an d'éléments minéraux selon la station. Le calcium constitue 50 % de cet apport, l'azote 30, le potassium 13, le magnésium 4, le phosphore 2. Les oligo-éléments déterminés (Fe, Mn, Zn, Cu) forment moins d'un pour cent de la masse totale.

La composition moyenne des litières passe d'une station à l'autre de 3,1 à 3,8 %. En plus de la productivité en matière organique il y a une différence parallèle dans la richesse minérale des litières.

Comme ce dernier fait est lié à la disponibilité dans le sol des éléments biogènes, on peut admettre que les facteurs édaphiques ont un rôle aussi important que les caractères climatiques et écologiques dans la productivité des écosystèmes.

Durant la période d'étude, le bois de la Madeleine a été ravagé par les chenilles défoliatrices de *Lymantria dispar* L., accident assez fréquent et auquel sont soumis périodiquement la plupart des groupements de chêne vert de la région. Il est possible que la date rapprochée de ce stade de parasitisme aigu avec la période d'observation soit en partie responsable des différences constatées entre les deux stations.

Les valeurs trouvées dans le présent travail, aussi bien pour la production de matière organique constituant la litière que pour sa minéralomasse concordent, en

ce qui concerne le Rouquet, avec celles citées par les nombreux auteurs qui ont étudié des forêts de chêne des régions tempérées. Celles de la Madeleine sont plus élevées que la moyenne, mais cela est peut-être dû en partie au phénomène biotique cité précédemment.

Le faciès de dégradation de la chênaie d'Yeuse, formant la garrigue à chêne kermès témoigne d'une production de litière moindre : 2,3 et 2,6 t/ha/an selon la station étudiée. Dans ces groupements on ne constate pas d'alternance annuelle dans l'importance de la productivité, le cycle mensuel lui, est similaire à celui du chêne vert.

Les feuilles constituent 60 % de la litière. Les inflorescences et les fruits viennent en second lieu, le bois en dernier (7 à 19 %).

L'apport d'éléments minéraux passe de 65 à 84 kg/ha/an selon la station.

Si l'on fait abstraction de certaines valeurs élevées dues à des interférences météorologiques, la production de litière et le retour au sol d'éléments minéraux par leur intermédiaire sont voisins dans les deux garrigues.

Comme pour le chêne vert, on a la suite Ca > N > K > Mg > P > oligo-éléments, pour l'importance des différents cations.

La dégradation des chênaies d'Yeuse méditerranéennes, sous l'action du feu et de l'exploitation humaine et leur remplacement par la brousse à chêne kermès, entraîne une consommation et une circulation moins importante d'éléments minéraux et une diminution de la production de matière verte dans les écosystèmes secondaires qui ont pris leur succession.

Remerciements

Ce travail a été réalisé avec la collaboration technique de M[me] A. Merle et de M[lle] F. Jegou. Nous tenons à leur en exprimer ici, ainsi qu'à M. Espiau et ses collaborateurs qui, ont pris en charge une partie des analyses, nos plus vifs remerciements.

BIBLIOGRAPHIE

Afanas'yeva Ye. A., 1966. — Thick chernozem under grass and tree coenoses. *Sov. S. Sci.*, **6**, 615-625.

Bonnemaison L., 1961. — Les ennemis animaux des plantes cultivées et des forêts. Ed. S.E.P., Paris, 500 pp.

Braun-Blanquet J., 1936. — La forêt d'Yeuse languedocienne. *S.I.G.M.A.*, **Comm. n° 10,** 147 pp.

BRAY J. R., GORHAM E., 1964. — Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Research.*, **2**, 101-157.

CARLISLE A., BROWN A. H. F., WHITE E. J., 1966. — Litter fall, leaf production and the effect of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak woodland. *J. of Ecol.*, **54, n° 1**, 65-85.

DUVIGNEAUD P., DENAEYER DE SMET S., 1964. — Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt. *Lejeunia*, **28**, 1-148.

EHWALD E., 1957. — Ueber den Nährstoffkreislauf des Waldes. *Dtsche. Akad. Landw. Berlin*, **6, n° 1**, 1-56.

EHWALD E., GRÜNERT F., SCHULZ W., VETTERLEIN E., 1961. — Zur Oekologie in Kiefern-Buchen-Mischbeständen. *Arch. für Forstwesen*, **10, n° 4-6**, 397-416.

FAVART P., 1962. — Contribution à l'étude de la faune entomologique du chêne vert en Provence. *Thèse, Fac. Sci. Marseille*, 138 pp.

GRÜNERT F., 1964. — Der Biologische Stoffkreislauf in Kiefern-Buchen-Misch-beständen und Kiefernbeständen. *C. R. 8° C. Int. Sc. Sol.*, **III**, 811-822.

KIRA T., SHIDEI T., 1967. — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, **17, n° 2**, 70-87.

LONG G., VISONA L., RAMI J., 1961. — La végétation du domaine de Coulondres. *Bull. Inst. Bot. Univ. Catania*, **3, n° 1**, 7-52.

LONG G., FAY F., THIAULT M., TRABAUD L., 1967. — Essais de détermination expérimentale de la productivité d'une garrigue à *Quercus coccifera*. *CNRS-CEPE*, **Doc. n° 39**, 29 pp., ronéo.

LOSSAINT P., 1967. — Etude intégrée des facteurs écologiques de la productivité au niveau de la pédosphère en région méditerranéenne dans le cadre du P.B.I. Programme et description des stations. *Œcol. Plant.*, **2, n° 4**, 341-366.

LUTZ H. J., CHANDLER R. F., 1957. — Forest soils. *John Wiley et sons Ed. New York*, 514 pp.

MANIL G., DELECOUR F., FORGET G., EL ATTAR A., 1963. — L'humus facteur de station dans les hêtraies acidophiles de Belgique. *Bull. Inst. Agron. Gembloux*, **31, n° 1-2**, 1-114.

MILLER R. B., 1963. — Plant nutrients in hard beech. *N.Z.J. of Sci.*, **6, n° 3**, 365-413.

NESHATAYEV YU. N., RASTVOROVA O. G., SCHASTANAYA L. S., TERESHENKOVA I. A., TSYPLENKOV V. P., 1966. — Entry into the soil of ash elements and nitrogen with leaf fall from trees and grasses in the main types of oak stands in the forest of the Vorskla. *Sov. S. Sci.*, **12**, 365-413.

POISSONET P., 1966. — Photo-interprétation et phyto-écologie à l'échelle du 1/500. *CNRS-CEPE*, **Doc. n° 23**, 106 pp., ronéo.

RAPP M., LOSSAINT P., 1966. — Apport au sol de substances organiques et d'éléments minéraux par la litière dans une futaie de *Quercus ilex L.*, et une garrigue de *Quercus coccifera L.* dans le sud de la France. *C. R. Conf. sur les sols méditerranéens, Madrid*, 264-275.

RAPP M., 1967. — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de pins d'Alep (*Pinus halepensis Mill.*). *Œcol. Plant.*, **2**, n° **4**, 325-338.

RAPP M., ROMANE F., 1968. — Contribution à l'étude du bilan de l'eau dans les écosystèmes méditerranéens. 1° Egouttement des précipitations sous des peuplements de *Quercus ilex L.* et de *Pinus halepensis Mill.*, *Œcol. Plant.*, **3, n° 4,** 271-284.

REMEZOV N. P., SAMOYLOVA Ye. M., SVIRIDOVA I. K., BOGOSHOVA L. G., 1964. — Dynamics of the interaction of oak forest and soil. *Sov. S. Sci.*, **4,** 222-232.

RODIN L. E., BAZILEVICH N. I., 1967. — Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. *Oliver and Boyd, Edinburgh,* 288 pp.

RODIN L. E., BAZILEVICH N. I., 1968. — World distribution of plant biomass. *Actes du Colloque de Copenhague,* UNESCO, Paris, 45-52.

VERNADSKIY V. I., 1934. — Studies in geochemistry. Leningrad.

WHITTACKER R. M., 1962. — Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains. *Ecol.*, **43, n° 3,** 357-377.